黄精根际及药用部位内生真菌群落组成和生态功能分析

樊锐锋[1,2]，王若凡[1]，杜艳秋[1]，刘 艳[1]，黄庆阳[3*]

（1. 黑龙江省中医药大学药学院 哈尔滨 150040；2. 哈尔滨誉衡药业股份有限公司 哈尔滨 150040；3. 黑龙江省科学院自然与生态研究所 哈尔滨 150040）

摘 要：为寻找促进药用植物活性代谢产物合成的微生物，以黄精为研究对象，利用高通量测序技术和生态功能预测平台，测定根际土真菌、根茎和根内生真菌的 ITS 序列，分析其真菌多样性和群落组成，并预测根茎内生真菌的生态功能。结果表明：（1）测序得到 1 023 个可操作分类单元（OTUs），根际、根茎和根真菌 OTU 数分别为 703、128 和 141，三种部位真菌群落组成差异显著，根际土存在特有的真菌类群，即壶菌门。（2）根际土、根茎及根共有 OTU 41 个，子囊菌门占共有真菌的 58.15%，丰度最大。（3）根茎内生真菌被划分 6 个生态功能群，包括未定义腐生菌、菌寄生真菌、动物病原菌、植物病原菌、丛枝菌根真菌和地衣共生真菌，37 个 Undefined 种类（34.91%）在FUNGuild 数据库中没有参考信息。该文认为根茎中优势菌属 *Setophoma*、新赤壳属等内生真菌可能与活性代谢产物密切相关，为黄精药用功能菌群的发掘提供数据参考。

关键词：黄精，内生真菌，根茎，群落组成，FUNGuild

中图分类号：Q948.12　　　　**文献标识码：**A

Community composition and ecological functional of rhizosphere and endophytic fungal in *Polygonatum sibiricum*

FANG Ruifeng[1,2], WANG Ruofan[1], DU Yanqiu[1], LIU Yan[1], HUANG Qingyang[3*]

(1. *College of Pharmacy*, *Heilongjiang University of Chinese Medicine*, Harbin 150040, China; 2. *Harbin Gloria Pharmaceuticals Co., Ltd.*; Harbin 150040, China; 3. *Institute of Natural Resources and Ecology*, *Heilongjiang Academy of Sciences*, Harbin 150040, China)

Abstract: To find microbes promoting the biosynthesis of active metabolites in medicinal plants, *Polygonatum sibiricum* as materials, The ITS region of fungi form rhizosphere, rhizome and root was sequenced by Illumina Miseq to analyze the diversity and community composition, and FUNGuild was used to analyze the ecological function categories of endophytes fungi in rhizome. The results were as follows: (1) 1 023 operational taxonomic units (OTUs) were obtained from all samples of *Polygonatum sibiricum*. The numbers of OTU from rhizosphere, rhizome and root fungi were 703, 128 and 141, respectively. The composition of fungal community in three sample was significantly different. There was specific fungi Chytridiomycota in root. (2) There was 41 OTU in common of three samples, Ascomycota accounted for the highest proportion (58.15％). (3) In ecological functional, endophytic fungi of rhizome in *Polygonatum sibiricum* contained the following functions groups: Undefined Saprotroph, Mycoparasites, Plant Pathogen, Animal Pathogen, Arbuscular mycorrhizal fungi, Lichenized fungi. And 37 undefined species (34.91%) had no reference information in the FUNGuild database. It is suggested that the dominant endophytic fungi such as *Setophoma* and *Neocosmospora* in rhizome may be important microbial

基金项目：国家自然科学基金（81973440）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (81973440)]。

作者简介：樊锐锋（1980-），男，黑龙江哈尔滨人，博士，副教授，主要从事药用植物及资源利用研究，(E-mail)ruifeng-fan@163.com。

通信作者：黄庆阳，博士，副研究员，硕士研究生导师，研究方向为植物学，(E-mail)huangqingyang@163.com。

communities affecting the biosynthesis of the active products, which provides data reference for the exploration of medicinal functional microorganisms in *Polygonatum sibiricum*.

Key words: *Polygonatum sibiricum*, endophytic fungi, rhizome, community composition, FUNGuild

黄精（*Polygonatum sibiricum*）为百合科多年生草本植物，在我国以黑龙江、辽宁、河北、内蒙古等地为主产区（李亚霖等，2019）。黄精以干燥后的根茎入药，其主要化学成分包括多糖、皂苷、生物碱、氨基酸、挥发油等（Zhou et al., 2019）。黄精是中国传统中药材之一，也是重要的药食同源性植物，具有广阔的开发应用前景（Debnath et al., 2013；国家药典委员会，2015）。

内生菌广泛存在于不同种类植物组织或器官内部，与寄主植物长期协同进化，并不引发宿主植物表现出外在病害症（姚领爱等，2010），主要包括真菌、细菌和放线菌。内生菌可以影响药用植物的生长和发育（Tan et al., 2014；郭凤仙等，2017），并产生与药用植物活性成分相近的次生代谢产物，如在杜仲中合成抗氧化活性的黄酮类化合物、在刺五加中合成抗氧化的皂苷类物质等（郭顺星，2018；杨娟等，2019）。

目前，有关药用植物内生真菌的研究主要集中在丹参（周丽思等，2018）、重楼（王艳等，2019）、虎杖（马云桐等，2009）、三七（Wu et al., 2015）等根和根茎入药的药用植物。学者对黄精内生菌和活性代谢产物的研究甚少，仅见于黄精和多花黄精中三种芽孢杆属内生细菌（HJ-1、HJ-2和ZJU-3）具有抗菌活性（柏晓辉等，2018；迟惠荣等，2019；翟大才等，2019），内生真菌的研究见于黄精中镰刀菌属、链格孢属和曲霉属等对多种植物病原菌具有抑制活性（汪滢等，2010；李艳玲等，2019）。

植物内生菌的研究手段主要是应用传统的人工培养法，但自然界中 90%以上的微生物是不可培养或难以培养的（Amann et al., 1995），现代高通量测序技术可以快速和正确的分析样品中微生物群落组成和丰度，并借助生态功能分析方法从分类学上解析真菌 OTUs 的生态功能，从而分析潜在的或可能起功能性作用的非培养类微生物（刘蓬蓬等，2018）。因此，本研究分析黄精根际真菌和药用部位内生真菌的群落结构，探讨药用部位根茎内生真菌的生态功能，为黄精药用功能菌群的发掘和代谢活性产物的研究提供数据参考。

1 材料与方法

1.1 样品前处理

2019 年 8 月，黄精根际土、根茎和根采自黑龙江省中医药大学药用植物园，经本校药学院苏连杰教授鉴定为黄精（*Polygonatum sibiricum* Delar. ex Redoute）。

采集新鲜、无伤病黄精植株 3 株，将根部土壤抖落后，留存剩余在根部的根际土壤于无菌袋中；所有样品迅速带回实验室后，用流水冲洗掉根茎和根表面多余的根际土后，无菌条件下，将根茎和根切成 2 cm 小段，置于培养皿中消毒，75%乙醇 2 min，5%次氯酸 3 min，无菌去离子水冲洗 3 次，最终获得根际土、根茎和根的无菌样品共计 9 份（王艳等，2019）。

1.2 真菌分子生物学鉴定

利用试剂盒（FastDNA spin kit）提取黄精根际、根茎和根真菌总DNA，每个样品3次生物学重复。选择真菌ITS测序通用引物 ITS1/ITS2 进行PCR扩增，经2%琼脂糖凝胶电泳检测（付亚娟等，2019）。PCR产物回收纯化后，利用Illumina MiSeq PE300平台上机测序（美吉生物公司，上海）。

1.3 序列分析和数据处理

使用FLASH软件、QIIME软件、RDP classifier软件、Mothur软件等，对原始下机序列进行生物信息学分析（周家喜等，2019），在相似性97%的水平上，进行可操作分类单元（OTU）划分。利用 FUNGuild 软件预测黄精根茎内生真菌的生态功能（Nguyen et al., 2016），为

保证预测的准确性，置信水平仅选用highly probable和probable，并删除序列数小于10的OTUs。

黄精根际、根茎和根的真菌多样性指数和群落组成差异利用 SPSS 19.0 软件进行分析，用 RStudio v3.5.2 的程序包 Grid、VennDiagram、Vegan、ggrepel、ggplot 等实现数据可视化：韦恩图（Veen）、主成分分析图（PCA）、热图（Heatmap）和多级物种 Sunburst 图等。

2 结果与分析

2.1 黄精根际及内生真菌群落多样性

黄精根际土、根茎和根共计 9 个样品，共获得 623 708 条有效序列数。Coverage 指数接近于 1，说明测序结果可以准确地反映供试样品的真实情况（表 1）。相似度为 0.97 条件下，黄精根际真菌的 Shannon 指数、Ace 指数和 Chao 1 指数分别为 3.77±0.15、460.1±12.1 和 465.6±10.1，显著高于根茎和根内生真菌（P<0.05），说明黄精根际土中真菌群落多样性和物种丰富度最高。黄精根茎和根内生真菌 Simpson 指数显著高于根际土，说明根茎和根中内生真菌群落多样性较低。

表 1 黄精根际及内生真菌多样性指数分析

Table 1 Diversity index of rhizosphere and endophytic fungi in *Polygonatum sibiricum*

样品部位 Samples	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	Ace 指数 Ace index	Chao 1 指数 Chao 1 index	Coverage 指数 Coverage index
根际土 Rhizosphere soil	3.77±0.15 a	0.08±0.01 b	460.1±12.1 a	465.6±10.1 a	0.999±0.000 a
根茎 Rhizome	2.39±0.40 b	0.21±0.06 a	58.1±6.5 b	56.2±6.9 b	0.999±0.000 a
根 Root	1.82±0.13 b	0.38±0.05 a	79.7±2.9 b	78.2±2.5 b	0.999±0.000 a

第一和第二主轴解释了OTU水平真菌群落变化的91.86%，来自相同部位的样品相对聚集，不同部位样品中真菌有较高程度的分离，表明黄精根际、根茎和根真菌群落组成差异显著（图1）。

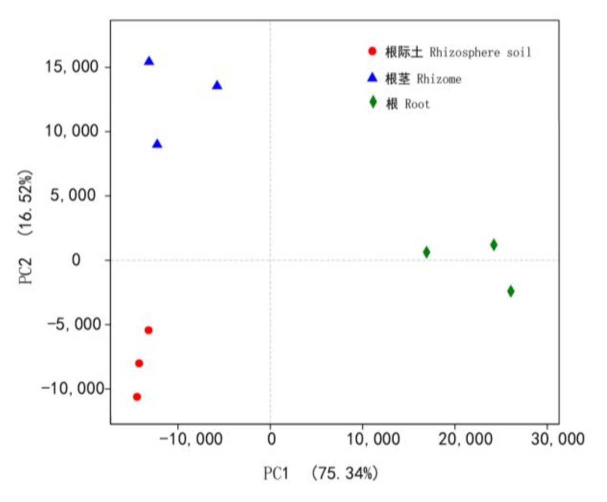


图 1 OTU 水平的群落组成结构主成分分析

Fig.1 PCA analysis of community composition at OTU level

2.2 黄精根际及内生真菌群落组成

根际土中真菌 OTU 数目远大于根和根茎真菌 OTU 数目，分别为 703、141、128（图 2）。根际土、根茎和根中共有的 OTU 数目为 41 个，包括真菌类群(*Setophoma*)（OTU1332）、篮状菌属(*Talaromyces*)（OTU1449、OTU261）、肉座菌目(Hypocreales)（OTU978、OTU1379）、新赤壳属(*Neocosmospora*)（OTU411、OTU1370）等，说明黄精根际土、根茎及根样品间微

生物既存在一定的交集，又相互独立。根际土与植物中真菌的 OTU 数为 128，仅占总数的 15.94%，交叉性较小。

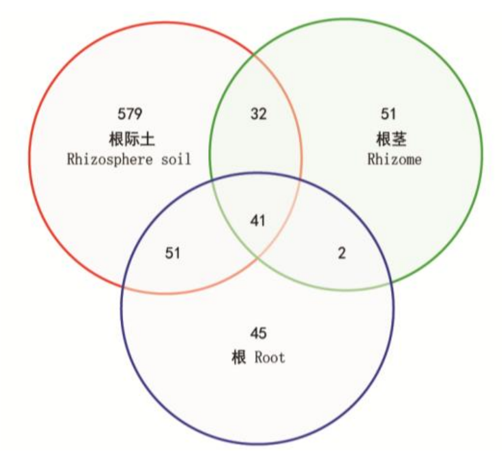
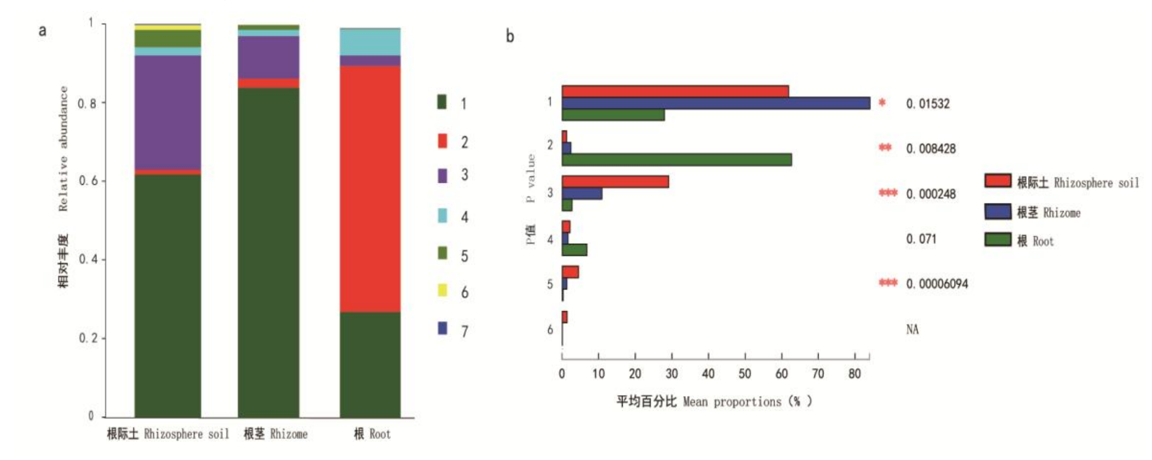


图 2 黄精根际及内生真菌 OTU Veen 图

Fig. 2 OTU Venn analysis of rhizosphere and endophytic fungi in *Polygonatum sibiricum*

黄精根际土、根茎和根中共 14 门 36 纲 77 目 158 科 286 属 398 种真菌，在门水平主要分布在子囊菌门(Ascomycota)（27.85%~83.98%）、未知菌门(unclassified_k_Fungi)（1.17%~62.58%）、担子菌门(Basidiomycota)（2.64%~29.06%）、球囊菌门(Glomeromycota)（1.57%~6.68%）、Mortierellomycota（0.19~4.40%）、壶菌门(Chytridiomycota)（1.27%）等 6 个门中（图 3：a）。药用部位根茎内生真菌中主要分布于子囊菌门（83.98%）和担子菌门（10.81%）；根茎内生真菌子囊菌门的含量显著高于根际土和根中，根际土中担子菌门和 Mortierellomycota 的含量显著高于根茎和根中，且存在特有的门，即壶菌门（图 3：b）。



1. 子囊菌门；**2**. 未知菌门；**3**. 担子菌门；**4**. 球囊菌门；**5**. Mortierellomycot；**6**. 壶菌门；**7**. 其他。

1. Ascomycota; **2**. unclassified_k_Fungi; **3**. Basidiomycota; **4**. Glomeromycota; **5**. Mortierellomycot; **6**. Chytridiomycota; 7. Others.

图 3 黄精根际及内生真菌门水平微生物群落结构

Fig. 3 Microbial community barplot on phylum level of rhizosphere and endophytic fungi in *Polygonatum sibiricum*

从属水平的分类看（图 4），黄精根际土真菌 263 属，显著高于根茎（72 属）和根（67 属）中内生真菌数量，但在根际土、根茎和根中缺少共有优势菌属（相对丰度≥10%）。多级物种 Sunburst 图显示：药用部位根茎内生真菌中相对百分含量前 5 的有 *Setophoma*（23.71%）、肉座菌目的未鉴定属（19.36%）、新赤壳属（8.48%）、棘壳孢属(*Pyrenochaeta*)（5.17%）和 *Cutaneotrichosporon*（4.03%），前 4 属均属于优势菌门，即子囊菌门（图 5）。

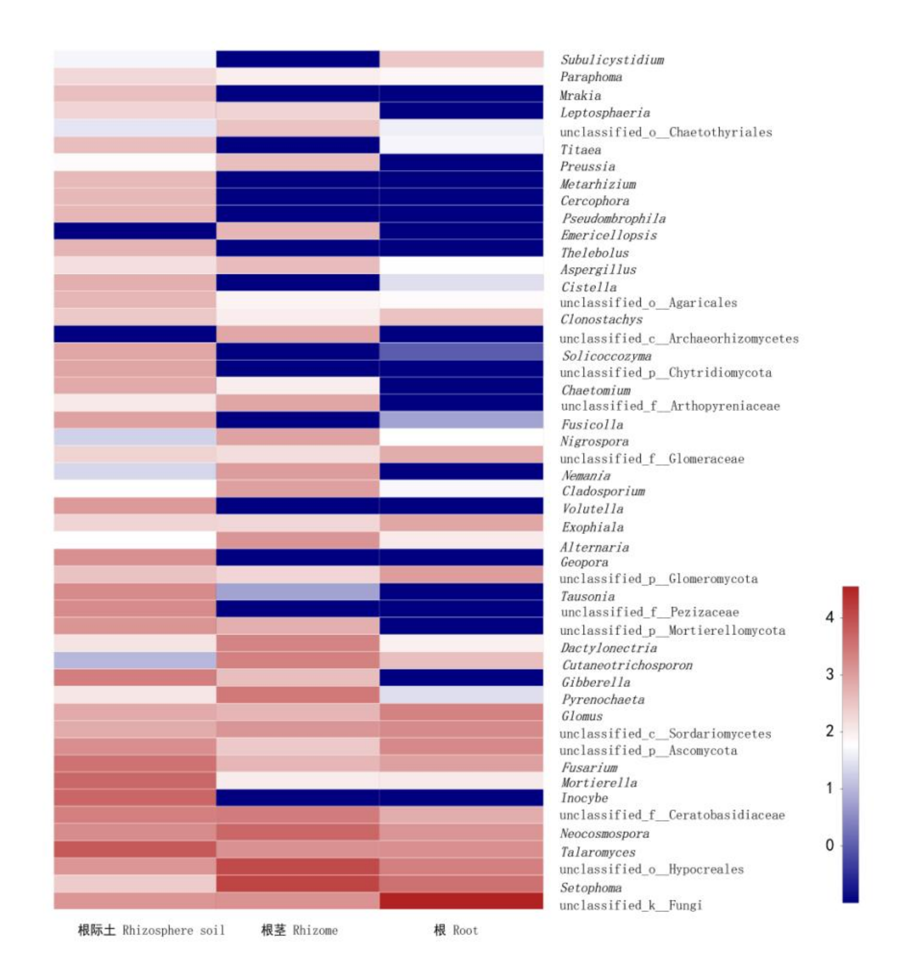


图 4 黄精根际及内生真菌属水平的 heatmap 距离分析

Fig.4 Heatmap distances analysis on genus level of rhizosphere and endophytic fungi in *Polygonatum sibiricum*

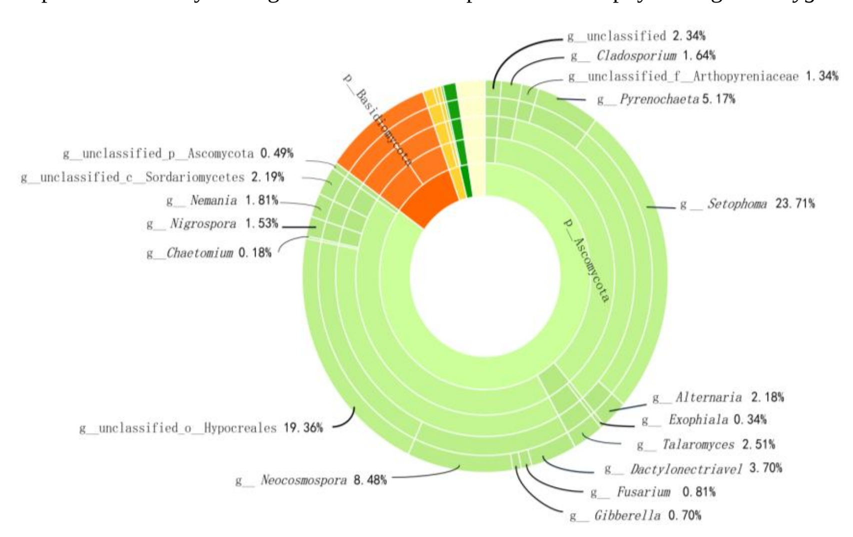


图 5 黄精根茎内生真菌多级物种 Sunburst 图

Fig.5 Community analysis Sunburst plot of rhizome endophytic fungi in *Polygonatum sibiricum*

2.3 共有的类群组成与比较分析

黄精根际土、根茎及根样品间共有 OTU 41 个，归属于 6 门 12 纲 24 目 31 科 35 属，在门水平上，子囊菌门具有最大相对丰度，占共有真菌的 58.15%，其次是未鉴定真菌（22.14%）、担子菌门（14.24%）、球囊菌门（3.74%）和 Mortierellomycota（1.95%）等。

在属水平上，相对丰度较大的是 *Setophoma*，占共有真菌的 13.02%，其次分别是篮状菌属（11.34%）、肉座菌目的未鉴定属（11.12%）、新赤壳属（5.65%）、角担菌科(Ceratobasidiaceae)的未鉴定属（4.23%）、镰刀菌属(*Fusarium*)（2.84%）、粪壳菌纲(Sordariomycetes)的未鉴定属（2.78%）、球囊霉属(*Glomus*)（2.59%）、棘壳孢属（2.29%）、*Cutaneotrichosporon*（2.00%）等 35 属。

2.4 FUNGuild 功能类群预测

除未鉴定菌群外，黄精药用部位根茎内生真菌（删除 OTU<10）共有 106 个 OTU，划分为 6 个生态功能群（图 6），分别是（1）未定义腐生菌 Undefined Saprotroph 和未定义腐生菌-木腐生菌 Undefined Saprotroph-Wood Saprotroph：共 27 个 OTU，占总 OTU 数量的 25.47%，相对丰度高达 44.85%，是黄精根茎中最主要的功能类群，在属水平上包括曲霉属(*Aspergillus*)（3 OTU）、新赤壳属（2 OTU）、篮状菌属（2 OTU）、嗜热子囊菌属(*Thermoascus*)（2 OTU）、*Dactylonectria*（1 OTU）和青霉属(*Penicillium*)（1 OTU）等。（2）寄生真菌-植物病原菌-木腐生菌 Fungal Parasite-Plant Pathogen- Wood Saprotroph：3 个 OTU，在属水平上是 *Setophoma*（2 OTU）、*Paraphoma*（1 OTU），占总 OTU 数量的 2.83%，但其相对丰度高达 24.32%。（3）动物病原菌 Animal Pathogen：仅有 2 个 OTU，在科水平均属于油壶菌科(Olpidiaceae)。（4）植物病原菌 Plant Pathogen：6 个 OTU，在属水平上分别是小球腔菌属(*Leptosphaeria*)（1 OTU）、螺旋聚孢霉属(*Clonostachys*)（1 OTU）和赤霉属 *Gibberella*（2 OTU）等。（5）丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi：11 个 OTU，均属于球囊菌门 Glomeromycota。（6）地衣共生真菌 Lichenized fungi：仅有 1 个 OTU 被认为是地衣共生真菌，属于拟星衣科(Arthopyreniaceae)。另外，19 个 OTU 在 FUNGuild 数据库的置信水平为 possible，故不进行功能统计，并且有 37 个 OTU（占比 34.91%）中没有参考信息。

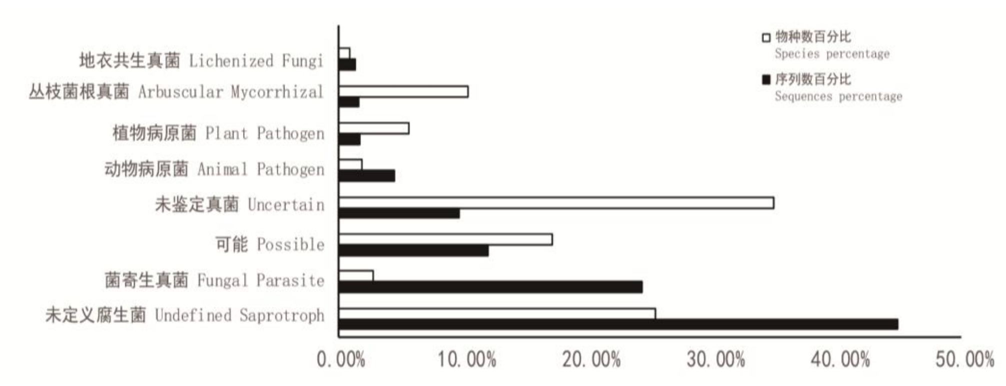


图 6 黄精根茎内生真菌功能群真菌数百分比和序列数百分比

Fig.6 Species percentage and sequences percentage of fungi endophytic in rhizome of *Polygonatum sibiricum*

3 讨论与结论

内生真菌能够产生与药用植物相同或相似的活性成分（Tian et al., 2014; Sunil et al., 2018），研究者已从黄精中分离出可合成具有抗菌活性的三萜皂苷的内生真菌（汪滢等，2010；姜程曦等，2017），我们利用高通量测序手段从黄精根际土、根茎和根中测序得到丰富的内生真菌群，其中链格孢属(*Alternaria*)、镰刀菌属、曲霉属和青霉属已经在泰山黄精中通过传统的平板分离的方法获得（李艳玲等，2013），但相对丰度较低，除此之外，我们发现黄精中大量的内生真菌还未见报道有待深入发掘，可见高通量测序手段较传统的菌落分离，更能全面反映样品内生真菌群落的结构组成，与 Siddique et al.（2017）意见一致。

土壤真菌以植物根系作为中间体，并以菌丝或者孢子的形式，通过植物侧根的裂缝、气孔或者根部的破损等处进入植物的根和根茎中，参与药用植物活性成分的合成（周家喜等，2019）。黄精根际土真菌与植物内生真菌共有 OTU128 个，占植物总 OUT 的 56.64%，说明

土壤和植物中的真菌存在一定的相似性，根际真菌有机会选择性地进入到植物体内，并成为内生真菌，与周婕等（2019）对紫茎泽兰根部与根际真菌的研究结果一致。同时，共有 OTU 仅占根和根茎内生真菌的 29.07%和 32.03%，说明除了共有成分外，在黄精根和根茎中拥有更多独立的真菌类群，这与王艳等（2019）对重楼内生真菌的研究结果一致，认为植物内部有其自身特殊的生境，是植物与微生物间协同进化的结果。

FUNGuild预测结果显示：黄精根茎中未定义腐生菌类群（相对丰度44.85%）占比最高，与周家喜等（2019）、熊丹等（2020）的研究结果一致，认为未定义腐生菌是地下部分根和根茎中的主要功能类群，并且很多研究发现腐生菌类群能够参与有机物降解（Yan et al., 2018；Chen et al., 2019）。植物内生真菌在发育学上不稳定，在植物的不同生活周期中扮演不同的角色，一些具有复杂生活史的真菌有多种功能营养型可以相互转化，采取不同的生存策略来适应环境的改变（Arnold & Lutzoni, 2007），在FUNGuild分类上可以被划分多种营养方式（熊丹等，2020）。在本研究中，优势菌属*Setophoma*（相对丰度23.71%）被认定是寄生真菌-植物病原菌-木腐生菌，推测其在植物组织健康生长的时候是寄生真菌，有增加植物生长量的能力，但也可以产生植物毒性成分导致植物生长受到抑制，但当组织衰老或死亡时可能作为腐生真菌，参与有机物降解，与丁常宏等（2013）的意见一致。

黄精根茎内生真菌中3个OTU属于新赤壳属（相对丰度8.48%）被划分为未定义腐生菌，Matsuo et al.（2019）发现新赤壳属真菌具有抗肿瘤和抗疟疾的活性，以及清除或淬灭活性氧（ROS）的能力；黄精根茎中球囊菌门的11个OTU，均被划分为丛枝菌根真菌，已有学者发现丛枝菌根真菌与植物互惠共生，提高萜类、生物碱等药用植物活性成分的产量（于洋等，2013；谢伟等，2020），尤其曹冠华等（2019）发现滇黄精根茎中多糖、薯蓣皂苷元含量与丛枝菌根真菌呈显著正相关，这说明黄精入药部位根茎中的优势内生真菌可能与活性代谢产物合成有关。我们今后还需进一步加强菌株分离和功能试验，对黄精有效部位根茎中微生物的有效成分合成代谢进行更加深入的研究。

参考文献：

AMANN RI, LUWING W, SCHLEIFER KH, 1995. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells with OTU cultivation [J]. Microbiol Rev, 59(1): 143-169.

ARNOLD AE, LUTZONI F, 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: Are tropical leaves biodiversity hotspots? [J]. Ecology, 88(3): 541-549.

BAI XH, LIU XL, LIU D, et al., 2018. Isolation and identification of an endophytic bacterium from *Polygonatum cyrtonema* and its antibacterial activity [J]. Nat Prod Res Dev, 30(5): 777-782. [柏晓辉，刘孝莲，刘娣，等，2018. 一株黄精内生菌的分离鉴定及抑菌活性研究 [J]. 天然产物研究与开发，30(5): 777-782.]

CAO GH, ZHANG X, GU W, Colonization investigation of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and dark septate endophytes (DSE) in roots of *Polygonatum kingianum* and their correlations with content of main functional components in rhizomes [J]. Chin Trad Herb Drugs, 50(16): 3930-3936. [曹冠华，张雪，顾雯，等，2019. 不同产地滇黄精丛枝菌根真菌、深色有隔内生真菌定殖调查及与主要功效成分含量相关性分析 [J]. 中草药，50(16): 3930-3936.]

CHEN L, XIANG WH, WU HL, et al., 2019. Contrasting patterns and drivers of soil fungal communities in subtropical deciduous and evergreen broadleaved forests [J]. Appl Microbiol Biotechnol, 103: 5421-5433

CHI HR, ZHANG YH, ZENG X, et al., 2019. Isolation and identification of antagonistic endophytic *Bacillus velezensis* from *Polygonatum cyrtonema* Hua and analysis of its

antimicrobial and growth-promoting activity [J]. Plant Prot, 45(4): 122-131. [迟惠荣，张亚惠，曾欣，等，2019. 多花黄精内生贝莱斯芽胞杆菌的分离鉴定及其抗菌与促生作用分析 [J]. 植物保护，45(4): 122-131.]

Chinese Pharmacopoeia Commission, 2015. Pharmacopoeia of the People's Republic of China: volume 1 [M]. Beijing: China Medical Science Press: 304-306. [国家药典委员会，2015. 中国药典: 一部 [M]. 北京: 中国医药科技出版社: 304-306.]

DEBNATH T, PARK SR, KIM DH, et al., 2013. Antioxidant and anti-inflammatory activity of *Polygonatum sibiricum* rhizome extracts [J]. Asian Pac J Trop Dis, 3(4): 308-313.

DING CH, DU XW, XU Y, 2013. Progress of study on function of endophytic fungi from medicinal plants [J]. Acta Chin Med Pharm, 41(3): 168-171. [丁常宏，都晓伟，徐莹，2013. 药用植物内生真菌的功能研究进展 [J]. 中医药学报，41(3): 168-171.]

FU YJ, ZHANG JL, FU XQ, 2019. Comparative analysis of fungi diversity in rizospheric and non-rhizospheric soil from *Cypripedium macranthum* estimated via high-throughput sequencing [J]. Acta Agric Boreal-Occident Sin, 28(2): 97-103. [付亚娟，张江丽，侯晓强，2019. 大花杓兰根际与非根际土壤真菌多样性的高通量测序分析 [J]. 西北农业学报，28(2): 97-103.]

GUO FX, LIU Y, TANG L, et al., 2017. Research status and prospect on rhizosphere microbiome of medicinal plants [J]. J Agric Sci Technol, 19(5): 12-21. [郭凤仙，刘越，唐丽，等，2017. 药用植物根际微生物研究现状与展望 [J]. 中国农业科技导报，19(5): 12-21.]

GUO SX, 2018. The recent progress and prospects of research on endophytic fungi in medicinal plants [J]. Mycosystema, 37(1): 1-13. [郭顺星，2018. 药用植物内生真菌研究现状和发展趋势[J]. 菌物学报，37(1): 1-13.]

JIANG CX, ZHANG TJ, CHEN CQ, et al., 2017. Research progress in *Polygonati rhizoma* and predictive analysis on Q-marker [J]. Chin Trad Herb Drugs, 48(1): 1-16. [姜程曦，张铁军，陈常青，等，2017. 黄精的研究进展及其质量标志物的预测分析 [J]. 中草药，48(1): 1-16.]

LI YL, WANGDC, SHI RJ, et al., 2013. Isolation and identification of endophytic fungi from *Polygonatum sibiricum* in Mountain Tai and study on their antimicrobial activity [J]. Chin Trad Herb Drugs, 44(11): 1490-1494. [李艳玲，王德才，史仁玖，等，2013. 泰山黄精内生真菌的分离鉴定及抑菌活性研究 [J]. 中草药，44(11): 1490-1494.]

LI YL, ZHOU F, ZENG T, et al., 2019. Research progress on chemical components and activties of Huangjing (*Polygonatum Sibiricum* Red) [J]. Guiding J Trad Chin Med Pharm, 25(5): 86-89. [李亚霖，周芳，曾婷，等，2019. 药用黄精化学成分与活性研究进展 [J]. 中医药导报，25(5): 86-89.]

LIU PP, CHEN JN, MENG L, et al., 2018. Diversity of endophytic bacteria in *Astragali radix* analyzed by Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology [J]. Chin Trad Herb Drugs, 49(11): 2640-2645. [刘蓬蓬，陈江宁，孟莉，等，2018. 基于 Illumina MiSeq 高通量测序分析黄芪内生细菌多样性 [J]. 中草药，49(11): 2640-2645.]

MA YT, WAN DG, YAN ZY, et al., 2009. Study on correlation between active components and endogeny eumycetes in *Polygonum cuspidatum* [J]. West Chin J Pharm Sci, 4(5): 464-466. [马云桐，万德光，严铸云，等，2009. 虎杖内生真菌与有效成分的相关性研究 [J]. 华西药学杂志，24(5): 464-466.]

MATSUO H, HIROSE T, MOKUDAI T, et al., 2019. Absolute structure and anti-oxidative activity of chaetochiversin C isolated from fungal strain *Neocosmospora* sp. FKI-7792 by

physicochemical screening [J]. J Gen Appl Microbiol, doi:10.2323/jgam.2019.06.001
NGUYEN NH, SONG ZW, BATES ST, et al., 2016. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild [J]. Fungal Ecol, 20: 241-248.
SIDDIQUE AB, KHOKON AM, UNTERSEHER M, 2017. What do we learn from cultures in the omics age? High-throughput sequencing and cultivation of leaf- inhabiting endophytes from beech (*Fagus sylvatica* L.) revealed complementary community composition but similar correlations with local habitat conditions [J]. MycoKeys, 20: 1-16.
SUNIL D, MANISH G, VED P, et al., 2018. Endophytic fungi: a source of potential antifungal compounds [J]. J Fungi, 4(3): 77-119.
TAN XM, WANG CL, CHEN XM, et al., 2014. *In vitro* seed germination and seedling growth of an endangered epiphytic orchid, *Dendrobium officinale*, endemic to China using mycorrhizal fungi (*Tulasnella* sp.) [J]. Scientia Hortic, 165(22): 62-68.
TIAN Y, AMAND S, BUISSON D, et al., 2014. The fungal leaf endophyte *Paraconiothyrium variabile* specifically metabolizes the host-plant metabolome for its own benefit [J]. Phytochemistry, 108(9): 95-101.
WANG Y, CHANG F, CHENG HY, et al., 2019. Fungal diversity and differential analysis of fungi community composition in *Paris polyphylla var. chinensis* rhizosphere and endophytic [J]. Chin Trad Herb Drugs, 50(5): 205-210. [王艳，常帆，程虎印，等，2019. 重楼根际及药用部位内生真菌多样性与群落结构差异分析 [J]. 中草药，50(5): 205-210.]
WANG Y, WANG GP, WANG LW, et al., 2010. Isolation and identification of an endophytic fungus of *Polygonatum cyrtonema* and its antifungal metabolites [J]. Acta Microbiol Sin, 50(8): 1036-1043. [汪滢，王国平，王丽薇，等，2010. 一株多花黄精内生真菌的鉴别及其抗菌代谢产物 [J]. 微生物学报，50(8): 1036-1043.]
WU ZX, HAO ZP, ZENG Y, et al., 2015. Molecular characterization of microbial communities in the rhizosphere soils and roots of diseased and healthy *Panax notoginseng* [J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 108(5): 1059-1074.
XIE W, HAO ZP, GUO LP, et al., 2020. Research advances in terpenoids synthesis and accumulation in plants as influenced by arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. Biol Bull, 36(9): 1-6 [谢伟，郝志鹏，郭兰萍，等，2020. 丛枝菌根影响植物萜类化合物合成与积累研究进展 [J]. 生物技术通报，36(9): 1-6.]
XIONG D, OU J, LI LP, et al., 2020. Community composition and ecological function analysis of endophytic fungi in the roots of *Rhododendron simsii in Pinus massoniana* forest in central Guizhou [J]. Acta Ecol Sin, 40(4): 1-12. [熊丹，欧静，李林盼，等，2020. 黔中地区马尾松林下杜鹃根部内生真菌群落组成及其生态功能 [J]. 生态学报，40(4): 1-12.]
YAN D, MILLS JG, GELLIE NJC, et al., 2018. High-throughput eDNA monitoring of fungi to track functional recovery in ecological restoration [J]. Biol Conserv, 217: 113-120.
YANG J, DONG CB, ZHANG ZY, et al., 2019. Analyses on fungal community composition of *Eucommio ulmoides* rhizosphere soil in different areas [J]. Mycosystema, 38(3): .327-340 [杨娟，董醇波，张芝元，等，2019，不同产地杜仲根际土真菌群落结构的差异性分析 [J]. 菌物学报，38(3): 327-340.]
YAO LA, HU ZB, WANG LL, et al., 2010. Research development of the relationship between plant endophyte and host [J]. Ecol Environ Sci, 19(7): 1750-1754. [姚领爱，胡之璧，王莉莉，等，2010. 植物内生菌与宿主关系研究进展 [J]. 生态环境学报，19(7): 1750-1754.]
YU Y, YU T, WANG Y, et al., 2012. Effect of co-cultivation time on camptothecin content in

Camptotheca acuminata seedlings after inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Acta Ecol Sin, 32(5): 1370-1377. [于洋，于涛，王洋，等，2012. 接种后共培养时间对丛枝菌根喜树幼苗喜树碱含量的影响 [J]. 生态学报，32(5): 1370-1377.]

ZHAI DC, FANG Z, LIU CY, et al., 2019. Research on antibacterial activity of the endophytic *Bacillus subtilis* HJ-2 from *Polygonatum cyrtonema* [J]. J Agric Biol, 27(9): 1664-1672. [翟大才，房震，吕彩云，等，2019. 黄精内生菌枯草芽胞杆菌 HJ-2 的抑菌活性研究 [J]. 农业生物技术学报，27(9): 1664-1672.]

ZHOU D, LI XZ, CHANG WH, et al., 2019. Antiproliferative steroidal glycosides from rhizomes of *Polygonatum sibiricum* [J]. Phytochemistry, 164(8): 172-183.

ZHOU J, MIAO YF, FANG K, et al., 2019. Diversity of the endophytic and rhizosphere soil fungi of *Ageratina adenophora* [J]. Ecol Sci, 38(5): 1-7. [周婕，苗一方，方楷，等，2019. 紫茎泽兰内生真菌及其根际土壤真菌的多样性研究 [J]. 生态科学，38(5): 1-7.]

ZHOU JX, WANG MS, YU LF, et al., 2019. The structure and function of endophytic fungal community in tobacco root [J]. Mycosystema, 38(10): 1610-1619. [周家喜，王茂胜，喻理飞，等，2019. 烟草根部内生真菌群落结构和功能特征 [J]. 菌物学报，38(10): 1610-1619.]

ZHOU LS, TANG K, GUO SX, 2018. Active endophytic fungus *Cladosporium* sp. promoting growth and increasing salvianolic acid content of *Salvia miltiorrhiza* [J]. Mycosystema, 37(1): 95-101. [周丽思，唐坤，郭顺星，2018. 内生真菌枝孢属 *Cladosporium* sp.对丹参生长和丹酚酸含量的影响 [J]. 菌物学报，37(1): 195-101.]